© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

ity and population dynamics. Ed. by F. B. Golley, K. Petrusewicz and L. Ryszkowski. pp. 55–72. Cambridge: Cambridge University Press.

Reinwaldt, E. (1959): Bemerkungen zur Entwicklung und zur taxonomischen Bewertung der Crista sagittalis bei Musteliden. Z. Säugetierkunde **24**, 46–53.

Sergeant, D. E. (1967): Age determination of land mammals from annuli. Z. Säugetierkunde **32**, 297–300.

Simkiss, K. (1975): Bone and biomineralisation. Institute of Biology, Studies in Biology **53**, 1–60. London: Edward Arnold.

Soest, R. W. M. van; Bree, P. J. H. van (1970): Sex and age composition of a stoat population (*Mustela erminea* Linnaeus 1758) from a coastal dune region of the Netherlands. Beaufortia **17**, 51–77.

Spinage, C. A. (1973): A review of the age determination of mammals by means of teeth, with especial reference to Africa. E. Af. Wildl. J. **11**, 165–187.

Stearns, S. C. (1977): The evolution of life-history traits: a critique of the theory and a review of the data. Ann. Rev. Ecol. Syst. **8**, 145–171.

Steenkamp, J. D. G. (1975): Guidelines to the use of dental histology in wildlife research. J. Sth. Af. Wildl. Mgmt. Ass. **5**, 89–94.

Stroganov, S. U. (1937): A method of age determination and an analysis of the age structures of ermine populations (*Mustela erminea* L.) In: Biology of mustelids: some Soviet research. Vol. 2. Ed. by C. M. King. Wellington, New Zealand: Department of Scientific and Industrial Research. (in press).

Stubbe, M. (1969): Populationsbiologische Untersuchungen an *Mustela* – Arten. Hercynia **6**, 306–318.

Vershinin, A. A. (1972): The biology and trapping of the ermine in Kamchatka. In: The Biology of Mustelids: some Soviet research. Vol. 2. Ed. by C. M. King. Wellington, New Zealand: Department of Scientific and Industrial Research. (in press).

Walker, D. R. G. (1972): Observations on a collection of weasels (*Mustela nivalis*) from estates in southwest Hertfordshire. J. Zool. Lond. **166**, 474–480.

Walton, K. C. (1968): The baculum as an age indicator in the polecat *Putorius putorius*. J. Zool. Lond. **156**, 533–536.

Wright, P. L. (1947): The sexual cycle of the male long-tailed weasel (*Mustela frenata*). J. Mammalogy **28**, 343–352.

— (1950): Development of the baculum of the long-tailed weasel. Proc. Soc. Exp. Biol. and Med. N. Y. **75**, 820–822.

Author's address: Dr. Carolyn M. King, 3 Waerenga Road, Eastbourne, New Zealand

Etude des populations de buffles Syncerus caffer (Sparrman) du Parc National de l'Akagera (Rwanda)

II. Organisation et adaptation au milieu

Par Nicole Monfort

Laboratoire d'Ethologie, Institut de Zoologie, Université de Liège

Reception du Ms. 30. 7. 1979

Abstract

A study of buffalo Syncerus caffer (Sparrman) populations in Akagera National Park (Rwanda). II. Social organization and ecological adaptations

Studied social grouping of buffalo in the Akagera National Park and the Mutara Hunting Reserve. Buffalo populations in the North and South live under environmental conditions differenciated by topography, climate, variety and distribution of plant and animal communities and the quantity, quality and

U. S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/80/4503-0173 $ 2.50/0
Z. Säugetierkunde 45 (1980) 173–188
© 1980 Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin
ISSN 0044–3468/ASTM-Coden ZSAEA 7

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

spatio-temporal distribution of resources. This results in a flexibility in pattern of social organization and in systems to exploit pastureland.

The home range of stable herd extends over 35–40 km² in the North as opposed to 50–60 km² in the South where the terrain is more broken, dry and wooded. Overlapping portions of different ranges are particularly exploited during the dry season in the North and the rainy season in the South.

The herds, though stable for years, split up periodically into smaller groups. The degree, frequency and duration of these divisions are more pronounced in the South than in the North. In the latter region, the herds average 200–300 and split-up generally into two. The frequency of sub-herds with less than 50 individuals (resulting from multiple sub-divisions) is 11,2%. In the South, herds average 300–400 individuals but split-up into a greater number of sub-groups. The frequency of the herds with less than 50 averages 21%, rising to 30,1–50% in the most arid and wooded areas of the extreme South.

The frequent division into smaller sub-herds favours the maintenance of family bonds and the formation of clans or durable clan groupings. These behaviour traits permit these gregarious animals to adapt their system of ressource exploitation to environmental conditions: exploitation in large groups by rotation in the North and more continual through extensive exploitation by smaller groups in the South. Seasonal movements are regular though not very marked in the North whereas they are altitudinal and more dependent on local rainfall in the South.

Single males form groups averaging 4 individuals but a significant proportion (30%) lives in groups of more than 10 individuals.

Introduction

Les buffles vivent dans des troupeaux mixtes composés de mâles et de femelles de toutes les classes d'âge. Les relations entre les membres d'un troupeau sont gouvernées par une hiérarchie de rang. Celle-ci est basée sur le sexe et l'âge mais, à l'intérieur d'une même classe d'âge, d'autres facteurs entrent en jeu (Grimsdell 1969; Sinclair 1974; Leuthold 1977).

Une partie des mâles adultes quittent les troupeaux ou en sont exclus et mènent une vie, soit solitaire, soit en petits groupes. Grimsdell (1969) et Sinclair (1974) ont montré que chaque troupeau dispose d'un domaine vital bien défini. Il n'y a pas d'intolérance territoriale chez les buffles et les domaines de troupeaux voisins peuvent se superposer.

Les membres d'un troupeau qui partagent le même domaine vital ne restent cependant pas unis continuellement en un seul groupe mais peuvent se scinder momentanément en deux ou plusieurs hardes qui se déplacent et utilisent le domaine vital de manière indépendante.

Le but de cet article est d'étudier les facteurs d'environnement et les facteurs sociaux qui jouent un rôle dans la fragmentation des troupeaux.

Le Milieu

Le milieu a déjà été décrit dans la première partie de cette étude (Monfort 1979).

Rappelons brièvement que trois régions peuvent se distinguer et que chacune d'elle impose certaines contraintes aux populations de buffles.

Dans le nord, pendant les pluies, les buffles restent écologiquement séparés des grandes concentrations de topis (*Damaliscus korrigum*) et de zèbres (*Equus burchelli*) qui tondent le tapis de graminées.

Les effets de la saison sèche, entre les mois de juin et de septembre, sont atténués par une repousse très rapide de la végétation après les feux de brousse annuels.

Dans l'est, région bordée d'immenses marais et de lacs, les ressources en eau sont inépuisables mais la qualité des pâturages est moins bonne en aison d'un climat plus aride. Les hippopotames (*Hippopotamus amphibius*) qui exploitent intensivement les riches prairies à *Cynodon dactylon* peuvent concurrencer les buffles, en particulier lors des années déficitaires en pluies.

Dans le centre et le sud, les buffles dominent nettement par leur biomasse l'ensemble de tous les autres herbivores.

L'immigration, à certaines périodes, d'une partie de la sous-population du bord des lacs, peut entrainer des risques de compétition intraspécifique.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

Les Methodes

De juin 1974 à octobre 1976, nous avons parcouru une fois par mois, en Land Rover, deux itinéraires échantillons totalisant ensemble 234 km et traversant les principaux types d'habitats. Tous les troupeaux de buffles et les groupes de mâles rencontrés sur les itinéraires étaient localisés sur une carte et, dans la mesure du possible, dénombrés. Un certain nombre d'individus marqués naturellement (cornes abîmées ou de forme spéciale, cicatrices etc. . . .) ont été repérés et suivis regulièrement. Ils nous permettaient d'identifier les troupeaux et de recueillir des renseignements utiles sur les déplacements.

En septembre 1976, nous avons effectué un recensement complet de la population de buffles par avion. Tous les troupeaux ont été localisés, photographiés et dénombrés, par projection du négatif noir et blanc.

Pour l'étude du comportement social, nous observions les troupeaux, à l'aide de jumelles 7 × 50, à partir de promontoires ou de caches naturelles de manière à ne pas déranger les animaux. Les périodes d'observation étaient variables de $^1/_2$ heure à 12 heures consécutives.

A ces travaux centrés sur les populations de buffles, s'ajoutent de nombreuses observations recueillies entre juillet 1968 et septembre 1970 à l'occasion d'études sur l'ensemble da la faune des ongulés du Parc.

Resultats

Les Troupeaux

1. Le domaine vital

Le domaine vital est une surface sur laquelle un animal ou un groupe circule pour y poursuivre ses activités de routine (Jewell 1966). Le domaine vital du buffle comprend tous les types d'habitats que le troupeau utilise au cours de l'année et comprend toutes les ressources nécessaires à sa survie.

Par son relief accidenté, le Parc de l'Akagera présente une grande variété d'habitats sur des surfaces relativement réduites. Bien que les troupeaux se distribuent à travers tout le parc, ils ne le font pas d'une manière uniforme et il existe des zones où ils tendent à se concentrer.

D'une manière générale, le nord-ouest, y compris le domaine de chasse (Mutara) et le centre-nord, se caractérisent par de grandes étendues peu accidentées, couvertes de communautés végétales assez homogènes. La dispersion des troupeaux y est assez régulière. Tout le long de la rivière Akagera, située à l'est du Parc et dans toute la partie sud, les paysages et les communautés végétales sont beaucoup plus variés. De nombreux sites tels que pentes rocailleuses et escarpées, ilots forestiers touffus, etc. . . . sont inaccessibles ou inutilisables. Cette situation entraine une distribution beaucoup plus irrégulière des troupeaux.

On trouve des zones de concentration des domaines vitaux:

- dans le nord-est, aux alentours du confluent de la vallée Karangaza avec l'Akagera (densité des buffles: 12,5/km^2).
- dans la partie centrale, sur les bords de la vallée de Twinsule et de ses expansions (densité des buffles: 13/km^2).
- dans le sud, autour du massif montagneux du mont Rwisirabo (densité des buffles: 13,5/km^2).

Ce sont des régions où les buffles trouvent à la fois des marécages avec leurs pâturages riverains, des replats herbeux sur les chaînes de collines et des voies d'accès aisées entre les différents niveaux des caténas.

La densité moyenne dans ces régions favorables est importante (environ 13/km^2) par rapport à la densité moyenne pour l'ensemble du Parc et du Domaine (environ 5/km^2 pour le nord et 2/km^2 pour le sud).

Là où les troupeaux sont plus concentrés, les domaines vitaux se superposent largement. La superposition des domaines implique que des pâturages sont partagés tandis que d'autres restent plus ou moins exclusifs à un seul troupeau (voir Sinclair 1974); Eltringham et Woodford 1973). A l'Akagera, ce sont les pâturages temporaires des collines et des hauts plateaux qui sont partagés en commun pendant la période de croissance des graminées. A ce

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

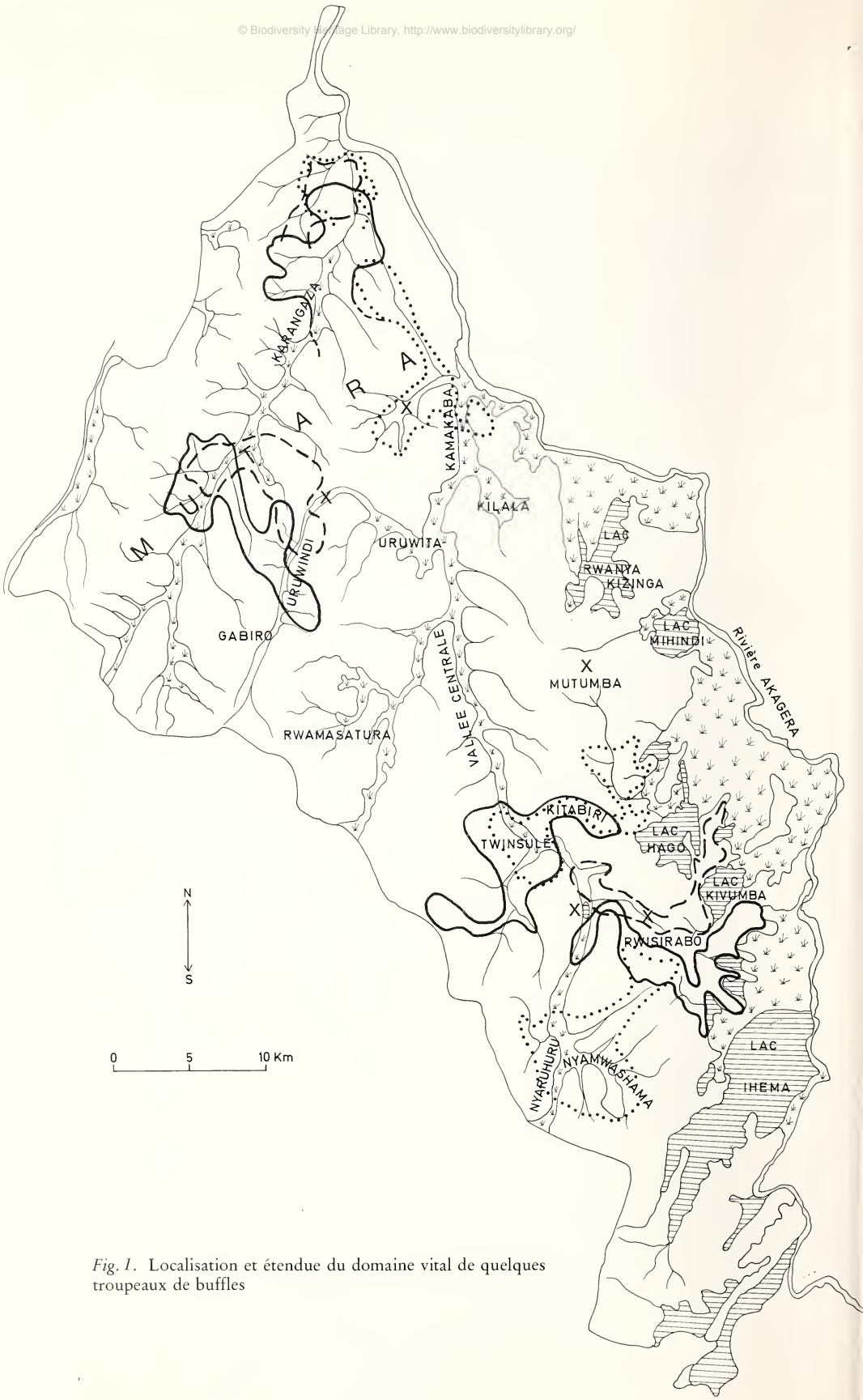

Fig. 1. Localisation et étendue du domaine vital de quelques troupeaux de buffles

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

moment, les buffles se montrent peu exigeants pour les espèces de plantes qu'ils broutent mais choisissent les pelouses qui ont atteint un certain niveau de croissance (MONFORT 1979). La nourriture est abondante localement et la concurrence tant inter que intra-spécifique reste faible sinon inexistante. Cette période d'abondance commence tôt après les feux de brousse dans le Mutara, en pleine saison sèche. Elle commence plus tard, après le début des pluies dans les autres régions mais elle est de plus longue durée.

Ainsi, les troupeaux du nord exploitent surtout les parties communes du domaine vital en saison sèche tandis que ceux du sud les fréquentent surtout en saison des pluies.

La fig. 1 montre l'étendue du domaine vital de quelques troupeaux dans différentes régions du Parc. Le dessin des frontières a été établi en reliant ensemble les points les plus marginaux sur lesquels ces troupeaux connus ont été observés.

Le domaine vital s'étend sur une surface moyenne de 35 à 40 km^2 dans le nord et de 50 à 60 km^2 dans le sud.

En comparaison avec les résultats observés dans d'autres Parcs nationaux de l'Afrique de l'Est, le domaine vital moyen est plus grand au Parc de l'Akagera qu'au Ruwenzori NP en Uganda (ELTRINGHAM et WOODFORD 1973; GRIMSDELL 1969) où il est estimé à 10 km^2 mais plus petit qu'au PN Tsavo (50 à 85 km^2, LEUTHOLD 1972) et au PN Serengeti (jusqu'à 450 km^2, SINCLAIR in LEUTHOLD 1977)

2. *Importance des hardes*

L'importance des hardes est très variable. On peut rencontrer des groupes de moins de 50 individus et d'autres de plus de 1000. Le tableau 1 montre la proportion relative des hardes d'importance croissante recensées sur les itinéraires et lors du survol.

Ce tableau demande quelques explications. En effet, rappelons que les membres d'un troupeau qui partagent le même domaine vital ne restent pas continuellement unis en un seul groupe mais peuvent se scinder en deux ou plusieurs hardes secondaires qui se rejoignent à nouveau après un certain temps.

Les recensements systématiques terrestres et aériens qui ont pour objectif de déterminer l'importance des hardes comme ceux synthétisés dans le tableau 1 tiennent compte de ce phénomène et trois hardes qui comptent respectivement 150, 100 et 50 individus peuvent être trois sous-groupes temporairement isolés formés à partir d'un troupeau principal, socialement stable et qui compte 300 individus.

L'observation détaillée et prolongée des mouvements et des activités des troupeaux montre que la fréquence des petites hardes représente en fait les tendances plus ou moins poussées que montrent les troupeaux à se fragmenter.

Fréquence et degré de division des troupeaux

Dans le nord, les hardes les plus nombreuses comptent de 100 à 150 individus (22,3% – tableau 1) et de 200 à 300 individus (27,7% – tableau 1). Ces relevés statistiques confirmés par les observations plus détaillées sur le terrain, laissent apparaître que le troupeau moyen, dans le nord du Parc, compte de 200 à 300 individus et qu'il tend, le plus souvent, à se diviser en deux.

Dans le sud et le sud-est, les troupeaux sont plus importants (fréquences élevées pour les hardes de 300–400 avec 22,3% au lac Ihéma) mais ils se divisent plus souvent et en un plus grand nombre de sous-groupes (fréquences élevées pour les hardes de moins de 50).

Dans la région de Nyaruhuru-Nyamwashama, dans le sud, un troupeau comprenait, entre 1974 et 1976, de 275 à 300 individus. Sur 73 observations, le troupeau a été vu 12 fois uni en un seul groupe (soit dans 16% des cas); les autres fois, il était divisé en deux ou plusieurs sous-groupes séparés par des distances plus ou moins grandes (voir plus loin).

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

Tableau 1

Fréquence relative des hardes de diverses importances

Nombre d' individus	Recencements terrestres	Recencements aériens	Nord total	Sud total	Région de Nyaruhuru	Région du lac Ihema	Montagnes Région Hauts plateaux
1–50	22,2%	17,4%	11,2%	21 %	30,1%	50 %	7,1%
50–100	17,8%	21,7%	5,6%	24 %	16,1%	16,7%	21,4%
100–150	16,9%	17,4%	22,3%	18,7%	23 %	–	28,6%
150–200	13,8%	10,8%	16,6%	10,4%	12 %	5,5%	7,1%
200–300	15,1%	17,4%	27,7%	15,7%	6,3%	5,5%	7,1%
300–400	8 %	13 %	–	7,8%	11,1%	22,3%	14,4%
+ de 400	6,2%	2,3%	16,6%	2,4%	1,4%	–	14,3%
Nombre moyen d'individus/ troupeau	172	163					

Variations de l'importance des hardes selon les régions

Les différences qui apparaissent d'une région à l'autre dans le tableau 1 peuvent être mises en relation avec la quantité et la répartition annuelle des pluies et la structure et la dynamique des communautés végétales.

Trois isohyètes, 700, 800 et 900 mm, traversent le Parc et le Domaine de Chasse avec une orientation générale nord-est sud-ouest. On remarque une relation entre la quantité annuelle moyenne des pluies et la fréquence des hardes de faible importance (moins de 50 individus) (tableau 2).

Plus les habitats tendent à se boiser du nord-ouest au sud-est et plus la fréquence des petites hardes augmente. Celle-ci est moins importante dans la région de Nyaruhuru-Nyamwashama que dans la région du lac Ihéma bien que le climat et la structure générale de la végétation y soient semblables. Cette différence peut s'expliquer par la présence de prairies marécageuses dans la grande plaine inondable de Nyaruhuru qui compensent, en saison sèche, les effets de l'aridité du climat.

Tableau 2

Relation entre la quantité annuelle des pluies et la fréquence des petites hardes

	Pluies annuelles moyennes en mm	Fréquence des hardes de – de 50 individus
Nord du Parc	800–900 mm	11,1%
Sud du Parc	700–800 mm	21 %
Région de Nyaruhuru(sud)	650 mm	30,1%
Région du lac Ihema(sud-est)	650 mm	50 %

Variations de l'importance des hardes avec les saisons

La situation, en saison sèche dans la partie sud du Parc ressemble à celle décrite par Vesey-Fitzgerald (1969, 1974) pour les Parcs du Lac Manyara et Arusha en Tanzanie. Les troupeaux tendent à se concentrer sur les pâturages de décrue et les marais accessibles des vallées intérieures. La population locale s'accroit d'une partie des troupeaux du bord des lacs qui traversent les chaînes de montagne (Monfort 1979).

Dans le nord, ce sont les petites herbes vertes qui repoussent précocement après les feux sur les flancs des collines qui attirent les troupeaux. Les hardes de plus de 400 individus qui

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

apparaissent avec une fréquence assez élevée dans le tableau 1 (16% des cas), se rencontrent essentiellement en cette saison sur les prairies herbeuses du Mutara.

C'est entre les mois de juin et de septembre, pendant la longue saison sèche et en février, à la fin de la petite saison sèche que des regroupements temporaires de plusieurs troupeaux sont le plus fréquent. Durant ces périodes, on peut rencontrer des rassemblements de plus de 1000 buffles dans les vallées du sud ou sur les voies de passage vers les hauts plateaux, 1500 et plus dans la longue vallée centrale orientée nord-sud, 600 dans les vallées du centre nord, 800 à 1000 près de Gabiro et près de 2000 dans le nord du Mutara.

Contrairement à ce qui se passe dans le P. N. Serengeti (Sinclair 1974) les troupeaux se concentrent en saison sèche et se dispersent en saison de pluies comme le montre le tableau 3 pour le troupeau de Nyaruhuru. La fréquence des petites hardes, pour une région, diminue ainsi en saison sèche.

Mouvements journaliers des hardes

Plus la harde est importante et plus les pâturages qu'elle utilise sont affectés par le broutement, le piétinement et les bouses. Les buffles exercent des pressions sur la végétation qu'ils réduisent par des déplacements continuels. L'amplitude journalière de ces mouvements est plus importante dans le nord où les troupeaux restent plus unis et beaucoup plus irrégulière dans le sud où les troupeaux tendent plus nettement à se diviser.

Tableau 3

Variations saisonnières de l'importance des hardes

(Région de Nyaruhuru)

Nombre d'individus	Fréquence relative des hardes	
	Pour l'ensemble de l'année	Pour la saison sèche
1–50	30,1%	18,5%
50–100	16,1%	15,8%
100–150	23 %	28,9%
150–200	12 %	10,5%
200–300	6,3%	18,4%
300–400	11,1%	5,3%
+ de 400	1,4%	2,6%

3. *Comportement social*

Bien qu'elles se divisent fréquemment, les hardes ne se regroupent pas au hasard mais reforment régulièrement des troupeaux principaux qui restent stables durant des années (voir aussi Sinclair 1974; Grimsdell 1969; Leuthold 1972, 1977). L'attachement que montrent les animaux à leur domaine vital ne suffit pas à expliquer la fidélité des individus à leur troupeau principal. Différents domaines se recoupent et des hardes secondaires ou sousgroupes appartenant à des troupeaux différents se rencontrent et se mélangent occasionnellement. Ces rencontres restent passagères et les hardes étrangères ne s'associent pas pour former des unités plus structurées et durables comme c'est la règle pour les hardes appartemant au même troupeau d'origine. Celui-ci semble donc relever de la tradition et sa stabilité suggère que des facteurs sociaux jouent un rôle important. Une question se pose: les buffles ou du moins certains d'entre eux sont-ils capables de se reconnaître individuellement?

La formation de groupes nucléaires stables composés initialement de proches parents (mère-fille-soeur) semble répandue chez beaucoup d'ongulés, comme l'ont montré ou sug-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

géré plusieurs auteurs: DOUGLAS HAMILTON (1973) pour les éléphants (*Loxodonta africana*), KLINGEL (1967) pour les zèbres (*Equus burchelli*), GRUBB et JEWELL (1966) pour les moutons, DARLING (1937) pour les cerfs (*Cervus elaphus*), GOSLING (1969) pour les bubales (*Alcelaphus buselaphus*).

Pour les Bovinae SCHLOETH (1958), chez le taureau de Camargue (*Bos taurus*) et MARJORIBANKS-EGERTON (1962) chez le bison (*Bison bison*) ont montré que les proches parents se reconnaissent individuellement. Chez les Bovinae domestiques, HAFEZ et BOUISSOU (1975) signalent, dans les grands troupeaux , la formation de noyaux relativement permanents qui restent stables pour brouter, ruminer, se reposer. De tels groupes sont souvent formés d'individus élevés ensemble ou provenant de la même étable et l'expérience commune qu'ils ont eue auparavant semble jouer un rôle prépondérant.

Pour les buffles d'Afrique, SINCLAIR (1974), conclut de ses observations que les jeunes restent étroitement associés à leur mère jusqu'à l'âge de trois ans. Vers 3–4 ans, les jeunes taureaux commencent à se séparer de leur mère et forment ensemble des sous-groupes à l'intérieur des troupeaux. Les femelles forment avec leur mère des associations plus durables qui persistent peut-être durant toute la vie. SINCLAIR évoque l'existence possible de clans familiaux chez les buffles qui pourraient avoir, chacun, leur propre hiérarchie de rang.

Au Parc de l'Akagera, nous avons étudié, en particulier, le comportement social des membres d'un troupeau établi dans le sud du Parc. Ce troupeau dit "de Nyaruhuru" comprenait de 275 à 300 individus et était, le plus souvent, divisé en hardes secondaires.

Un certain nombre d'observations nous ont montré que ces subdivisions ne se font pas au hasard mais à partir de plusieurs types de groupements plus ou moins permanents.

Groupements durables de familiers: les clans

Les buffles, dans un troupeau tranquille, se groupent la plupart du temps en une série de petites formations qui se distinguent les unes des autres. Dans chacun des groupements, tous restent très solidaires. Ils avancent à la même allure, broutent côte à côte, se laissent dépasser ou bien distancent d'autres groupes, se couchent, se reposent et ruminent en même temps et au même endroit etc. . . . Des jeux peuvent se déclencher et entrainer l'un de ces petits groupes mais sans affecter le comportement des autres. Ce sont des jeux d'ensemble où les partenaires se mettent soudain à courir, se poursuivent en cercles et en spirales, quelquefois s'engagent dans des simulacres de combats. Les vaches exhibent des comportements agressifs qui sont dirigés soit vers d'autres femelles accompagnées ou non de veaux, soit vers des adolescents et des subadultes mais jamais vers des taureaux adultes (voir aussi SINCLAIR 1974). Ces comportements de types agonistique et hiérarchique sont rarement dirigés vers un proche (22%) mais, plus fréquemment, vers un membre d'une autre petite formation qui passe ou qui tente de s'intercaler (78%).

Aux heures chaudes, l'activité générale se réduit et les buffles se couchent à l'ombre pour se reposer et ruminer.

Des grappes d'animaux se forment au pied des arbres. La dispersion et l'importance des grappes dépendent, bien sûr, du couvert végétal mais les groupes déjà formés, auparavant restent ensemble. Le passage d'une phase active à une phase de repos est l'occasion d'affrontements de types hiérarchiques. Certains animaux cherchent une place couchée à côté d'un compagnon bien précis et en écartent les autres. Il est fréquent de voir un buffle circuler autour d'une grappe de congénères déjà couchés puis, s'arrêter soudain: il se penche alors au-dessus d'un autre et lui présente les cornes. Cette attitude semble dissuader le second car il se lève et se déplace tandis que le premier se couche à sa place. Si la substitution tarde, le buffle qui refuse de se déplacer est repoussé par une pression des cornes parfois accompagnée de grognements. Lors de ces affrontements, il semble que l'odorat joue un rôle important.

Les petites formations comptent un nombre d'individus variables. Les plus petits clans comptent une douzaine d'individus, les plus importants 3 à 4 douzaines. En moyenne, un clan se compose de 30 à 36 individus.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

Des visiteurs occassionnels accompagnent ces groupements stables.

Exemple: Une vache du troupeau de Nyaruhuru bien reconnaissable à son museau tacheté de blanc a été repérée six fois. A chaque observation, d'autres vaches reconnaissables, accompagnées de leurs veaux, se trouvaient dans son voisinage immédiat: l'une à la corne droite ébréchée et l'autre portant une cicatrice autour du cou. Dans la moitié des cas, deux taureaux accompagnaient le groupe: l'un, adulte, à la queue coupée et l'un, subadulte au casque particulier. La présence de ces deux mâles montre un degré d'association plus élévé que celui dû au simple hasard dans un troupeau de 300 individus.

Un individu isolé des membres de son clan manifeste des signes d'insécurité bien qu'il reste entouré d'autres congénères. Il s'active à rejoindre son groupe de familiers, abandonné momentanément, soit en courant, soit en circulant de l'un à l'autre et en usant, semble-t-il du sens de l'odorat. Un jeune isolé de sa mère reste immobile et pousse des cris de détresse. Ceux-ci provoquent des réactions chez les membres de son groupe qui s'arrêtent, cherchent et attendent le petit. Certains d'entre eux, pas toujours la mère, peuvent venir auprès du jeune abandonné, le sentir et le toucher du museau et le reconduire vers son groupe. Ces observations suggèrent que les buffles sont capables de se reconnaître individuellement par l'odorat et l'ouie, peut-être aussi par la vue, mais ceci reste difficile à prouver.

Groupements de clans

Les buffles ont un comportement allélomimétique très prononcé. L'ensemble montre une nette tendance à suivre et imiter les changements d'activité qui sont, au départ, initiés par 1 ou 2 individus. Il en résulte une synchronisation particulièrement poussée lors des alertes.

Cependant, des hardes secondaires regroupées en un seul troupeau, se singularisent l'une de l'autre en ayant, côte à côte, des activités différentes: brouter, marcher, se reposer et rumi-

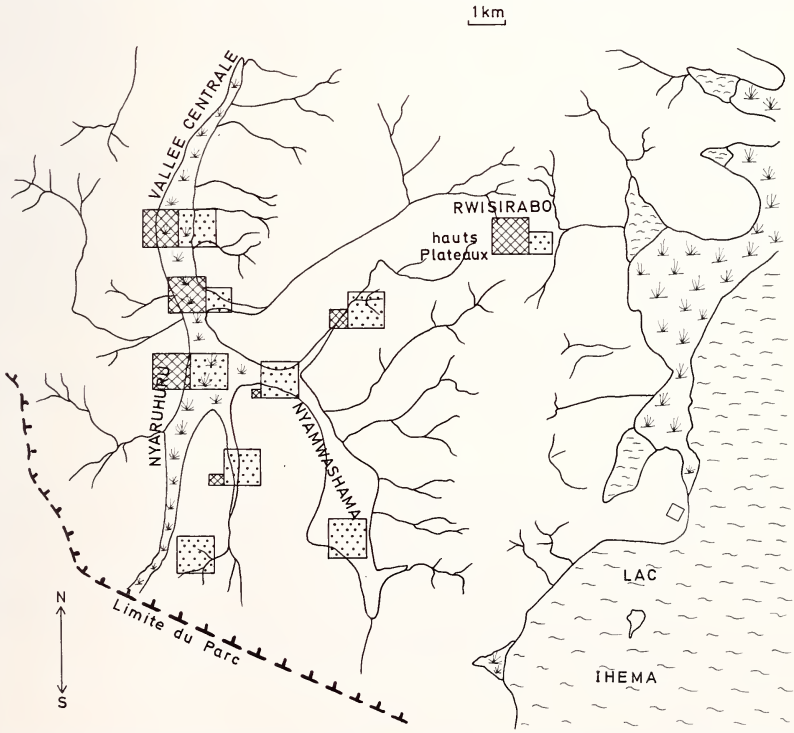

Fig. 2. Fréquence relative d'apparition du tropeau de Nayruhuru, pour chacun des différents sites du domaine vital ▨ uni en 1 seul groupe; ⊡ divisé

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

ner, etc. . . . L'une et l'autre peuvent prendre des directions différentes et des changements d'activité peuvent aussi se propager de l'une à l'autre avec un décalage de temps.

Dans un grand troupeau, on peut voir ainsi, à un moment donné, plusieurs «guides» qui entraînent chacun une partie du troupeau. Cette désynchronisation des activités et des mouvements est une première ébauche qui conduit à la division en hardes secondaires plus petites.

L'observation prolongée et régulière du troupeau montre que:

1. Le nombre et l'importance des hardes secondaires principales qui s'ébauchent ou se séparent réellement restent constants.
2. Chacune de ces hardes secondaires principales se compose toujours des mêmes clans qui montrent ensemble une fidélité dans leurs habitudes et déplacements communs. Ces clans sont accompagnés de mâles subadultes et adultes plus mobiles.

Ainsi pour le troupeau de Nyaruhuru, la fig. 2 montre que celui-ci se rassemble de préférence dans des sites particuliers: sur les hauts plateaux, sur les chemins de transhumance qui y conduisent et autour d'une zone marécageuse, dans la plaine, qui constitue le principal refuge de saison sèche.

Il se divise en trois hardes secondaires principales:

- Une harde de 50 individus environ (dénombrée 13×) qui fréquente la plus large plaine du domaine vital.
- Une harde de 100 individus environ (dénombrée 18×), la plus mobile qui circule dans les étroites vallées latérales et fréquente les replas des collines basses.
- Une harde de 150 individus environ (dénombrée 15×) qui reste la plus attachée à la zone marécageuse du domaine vital.

Les femelles adultes connues ont toujours été repérées dans une seule des hardes secondaires citées ci-dessus lorsqu'elles n'étaient pas dans le troupeau au complet ou dans un clan isolé. Ainsi, la vache au museau tacheté du premier exemple a été répérée: 4 fois dans la harde secondaire de 100 individus – 1 fois dans un clan isolé – 3 fois dans le troupeau au complet.

Groupements ou équipes de mâles

Dans le troupeau le mieux étudié, celui de Nyaruhuru, nous avons distingué quatre équipes stables de mâles adultes: un groupe de 2, un groupe de 3 et deux groupes de 4. Les taureaux impliqués dans chacune de ces associations semblent unis par des liens «amicaux». Le degré de coordination de leurs activités reste toujours très poussé. Ils broutent ensemble, se déplacent ensemble, se couchent côte à côte, prennent ensemble des bains de boue. De temps en temps, ils s'engagent dans des activités de type ludique comparables à celles des clans: courses au petit galop, cercles, simulacres de combats.

Un de ces groupes, formé de 4 mâles, restait isolé du troupeau des heures durant. Nous les avons vus à plusieurs reprises couchés très à l'écart ou suivant le reste du troupeau à plusieurs centaines de mètres. Cette émancipation semble un premier pas vers un mode de vie «célibataire».

Ces groupements durables chez les taureaux, observés dans les troupeaux mais aussi chez les mâles célibataires peuvent se former vers l'âge de 3–4 ans lorsque les jeunes mâles quittent leur mère et tendent à s'assembler. En remplacement des liens familiaux, des liens «amicaux» se forment qui peuvent persister longtemps, jusqu'à la sénilité chez des animaux de même âge, de même condition physique, de mêmes besoins physiologiques, d'un tempérament et d'un rang social égal. Pour prouver réellement l'existence de telles équipes, il reste indispensable de suivre des individus connus durant de nombreuses années.

Les mâles dominants

Contrairement aux taureaux de rang inférieur qui forment volontiers des équipes, les mâles qui occupent les premiers rangs dans la hiérarchie tendent nettement à rester séparés les

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

uns des autres dans un même troupeau. Dispersés les uns par rapport aux autres, ils restent étroitement associés à des femelles et des jeunes mais les autres mâles adultes les évitent.

On voit parfois un taureau de rang élevé se déplacer rapidement le long du troupeau et rejoindre un autre de même statut. Des comportements de menace et d'intimidation se produisent alors: Presentations des cornes, presentations laterales, cercles. Une seule fois, nous avons assisté à un combat violent avec chocs des cornes. Ces affrontements se terminent par la séparation des adversaires qui rejoignent chacun leur «sphère» dans le troupeau, sans être poursuivis. Quelques mâles dominants semblent donc contrôler une partie du troupeau. Grimsdell (1969) dans une harde relativement peu importante a pu établir une hiérarchie linéaire impliquant 15 mâles adultes. Ceux qui occupaient les rangs les plus élevés restaient le plus étroitement associés aux femelles et réussissaient la plupart des accouplements. Cette suprématie de l'activité reproductive des dominants n'est pas établie avec certitude dans nos régions où les troupeaux se divisent fréquemment en hardes secondaires. En effet, lors des subdivisions, les taureaux se séparent aussi. Il arrive que des mâles de rang inférieur à la caste des dominants se retrouvent sans concurrents sérieux dans un groupe mixte. Dès lors, ils ont accès à des privilèges auxquels ils n'auraient pas droit dans le troupeau au complet et en particulier celui de se reproduire.

L'on peut donc penser que plus les troupeaux tendent à se diviser et plus le nombre de mâles qui transmettent leurs gènes est grand. Un des comportements typiques des mâles de haut rang est de se déplacer à contre-courant de la direction générale de la harde. Ce comportement fréquent lors d'une alerte (par exemple le passage d'un véhicule automobile ou d'un avion) a pour effet d'accélérer l'allure des femelles et des jeunes et de regrouper les petites formations qui se sont isolées. Les mâles dominants accélèrent également les changements collectifs d'une activité pour une autre. Ils semblent jouer un certain rôle dans l'organisation, la protection et la cohésion de la harde. De telles interactions sont comparables aux activités des mâles territoriaux chez beaucoup d'antilopes grégaires qui regroupent les femelles en s'approchant de l'une puis de l'autre.

Sinclair (1974) a montré que les mâles juvéniles et subadultes sont tolérés par les dominants pour autant qu'ils se montrent soumis. Ils évitent cependant activement le voisinage de ces derniers. Nous avons remarqué une curieuse exception dans le troupeau de Nyaruhuru. Un des mâles dominants restait étroitement associé à un taurillon de 3 ans environ. Celui-ci était non seulement toléré dans le sillage immédiat du dominant mais il avait aussi accès à des privilèges normalement refusés aux autres membres de sa classe. Il était accepté dans les bains de boue contre les flancs du dominant alors que tous les autres, y compris les femelles, en sont activement chassés. Il était accepté de la même manière aux sites de repos à l'ombre des arbres et il suivait le dominant dans tous ses déplacements avec une promiscuité non tolérée pour les autres. Ce type d'alliance entre des mâles de classe différente semble exceptionnelle car nous ne l'avons pas rencontré dans les autres troupeaux de buffles.

Les mâles celibataires

L'importance moyenne d'un groupe de mâles célibataires est de 3,4 individus. Ce nombre moyen varie légèrement d'une région à l'autre. Les groupes les plus importants se rencontrent dans les vallées et dans les plaines avec une moyenne de 4 buffles par groupe. Sur les hauts plateaux la moyenne est légèrement inférieure avec 3,7 buffles par groupe tandis que dans la région des lacs, la moyenne tombe à 2,7 buffles par groupe.

Le tableau 4 montre la répartition de fréquence des groupes d'importance croissante ainsi que la distribution des individus dans chacun de ces groupes. En ce qui concerne l'importance des groupes on remarque que la fréquence la plus élevée est atteinte pour les solitaires. Elle diminue progressivement à mesure que le groupe prend de l'importance. En ce qui concerne la repartition des individus dans le groupe, il est intéressant de noter que 9% seulement des mâles célibataires mènent une vie solitaire et que près de 30% d'entre eux s'associent pour

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

Tableau 4

Repartition de fréquences des groupes de mâles (groupes d'importance croissante) et répartition des individus dans chacun des groupes

Importance des groupes	Nombre de groupes	%	Répartition des buffles dans les groupes	%
1	126	31 %	126	9 %
2	102	25,1%	204	14,6%
3	73	17,9%	219	15,6%
4	39	9,6%	156	11,1%
5	21	5,1%	105	7,5%
6–9	24	5,9%	168	12,1%
10–30	19	4,6%	323	23,1%
+ de 30	2	0,5%	99	7,1%
	406		1.400	

former des groupes de plus de 10 individus. Ces groupements, parfois très importants par rapport à la moyenne, sont bien localisés en des sites particuliers qui ne changent pas d'une année à l'autre. Tous ces sites sont à proximité de points d'eau, souvent sur une route de transhumance des grands troupeaux. Ce qui dénote, chez les vieux taureaux, une certaine fidélité à leurs anciennes habitudes. Dans le nord, de nombreux mâles célibataires (maximum 41 ensemble) fréquentent une petite plaine entourée de collines (Rwenjara) occupée aussi par des topis territoriaux. D'autres groupes (maximum 27 ensemble) sont établis dans une vallée marécageuse agrémentée de nombreuses bauges aménagées (Uruwindi). Dans le sud, 3 sites très fréquentés ont été repérés. Le premier, autour d'un étang (Kizi) dans la longue vallée centrale, est aussi fréquenté par une soixantaine d'hippopotames. Le second se trouve dans une vallée encaissée, parsemée de grandes mares permanentes, sur un chemin de migration des troupeaux (maximum 36 mâles ensemble). Le troisième est situé sur le mont Mutumba (maximum 64 mâles ensemble) et est temporaire car les mares s'assèchent en juillet et en août. D'une manière générale, les groupes sont plus importants en saison sèche en même temps que les points d'eau et la qualité des pâturages diminue.

En saison de pluies, les groupes de 2 et 3 individus dominent avec une fréquence de 47% tandis qu'ils ne représentent plus que 24% en saison sèche. La proportion des groupes de plus de 5 buffles est de 17% en saison sèche et de 10% en saison des pluies. Les points d'eau et les mares boueuses sont déterminants dans la distribution des mâles célibataires mais ceux-ci recherchent aussi les concentrations d'autres herbivores: impalas, topis, zèbres et même hippopotames. Ils broutent les prairies déjà exploitées ou «prétraitées» et négligent les pâturages vierges à herbe haute ou mi-longue. Dans les grandes plaines du nord, ils restent associés aux grandes concentrations de topis et de zèbres alors que leurs congénères vivant dans les troupeaux s'en séparent écologiquement (Monfort 1979). Le long des lacs, il y a une relation entre la présence de concentrations d'impalas et autres ongulés et celle des mâles célibataires. Il semble que les vieux buffles, seuls ou en petits groupes, soient incapables d'exploiter efficacement des pâturages qui n'ont pas subi l'action des autres herbivores.

Discussion

Chez les Bovinae, en général, le sens social se manifeste avec des intensités variables. L'anoa (*Bubalus depressicornis*), le plus primitif des boeufs sauvages, vit seul ou par couple, plus rarement en petits groupes familiaux. Le gaur (*Bos gaurus*) et le banteng (*Bos javanicus*) forment des groupes familiaux de une à quelques douzaines d'individus accompagnés de un ou deux vieux taureaux. Chez l'arni (*Bubalus arnee*), les petites hardes fusionnent occasionnel-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

lement pour former des troupeaux de plus de 100 têtes (Grzimek et Fontaine 1972). Les buffles d'Afrique, comme les bisons d'Amérique (*Bison bison*) adaptés aux grands habitats herbeux montrent un degré d'intégration sociale et un sens grégaire plus élevé par la formation de troupeaux de plusieurs centaines, parfois plusieurs milliers d'individus mais les unités fondamentales ou clans familiaux se sont maintenus et des liens priviligiés s'établissent entre des clans et entre des individus qui restent groupés même lorsque les troupeaux se subdivisent. Cette stabilité implique que plusieurs «guides» sont reconnus comme tels et suivis chacun par une partie du troupeau. Chez des animaux contraints, par allelomimétisme prononcé, de suivre les initiatives et les décisions de quelques-uns, ces aspects du comportement social permettent une certaine souplesse dans la structure et la distribution des groupes et assurent des interrelations étroites entre adaptations écologiques et nécessités sociales. Les particularités du relief, la structure de la végétation, l'abondance et la fréquence des pluies, la distribution des ressources de nourriture ont un effet important sur les tendances que montrent les troupeaux à se diviser. Celles-ci, plus ou moins marquées selon les régions du Parc de l'Akagera, entraînent des modes d'exploitation des pâturages différents.

Dans le nord, le système social tend à produire des agrégations, les troupeaux, en général, restent plus unis. Ils exploitent les pâturages en rotation et y exercent une pression intensive mais de courte durée. C'est la dispersion des domaines vitaux qui assure la dispersion de la population. Ce mode d'exploitation, en groupes importants et en rotation, semble bien ajusté aux conditions locales de l'environnement.

La plus grande partie de la région septentrionale, le Mutara et les grandes plaines, se caractérise par des savanes ouvertes et des paysages peu accidentés (à l'exception de la vallée encaissée de la rivière Akagera). Les différentes communautés végétales, dans les plaines, sur les flancs des collines et sur les sommets se distribuent d'une manière assez homogène. Des pluies assez abondantes et régulières et une repousse rapide des herbes en saison sèche, permettent une exploitation appropiriée durant toute l'année et favorisent le comportement grégaire. Les buffles restent en contact visuel l'un avec l'autre sur des grandes surfaces et trouvent de la nourriture en suffisance pour tout le groupe. Soulignons également que les graminées à leur stade de maturité sont plus hautes qu'ailleurs. Les déplacements en troupeaux importants et en rotation peuvent présenter des avantages. En effet, Grimsdell (1969) a montré que les buffles ne semblent pas capables d'exploiter efficacement les habitats à herbe haute s'ils ne sont pas en densité suffisante. D'autre part, le grégarisme est souvent considéré comme une adaptation antiprédation et Sinclair (1970, 1974) a montré que les grandes hardes assurent une meilleure protection que les petits groupes de célibataires pour les buffles du Serengeti. Or, les lions (*Panthera leo*) attirés par des concentrations de grands ongulés (Topis, Zèbres, Buffles) sont en plus forte densité dans le Nord et les familles sont plus importantes (obs.pers.). Dans le domaine de chasse adjacent à la frontière Nord-ouest du Parc, le buffle est le gibier vedette durant la saison de la chasse entre les mois de septembre et avril. Ces agents d'insécurité peuvent également favoriser les tendances que montrent les troupeaux de ces régions à rester unis.

Dans la partie sud et le long de la dépression de l'Akagera les domaines vitaux des troupeaux se distribuent irrégulièrement et ils comprennent, d'une manière plus marquée que dans le nord, des aires de transhumance saisonnières. Différentes régions sont ainsi broutées intensivement chaque année: les zones marécageuses dans les plaines et les vallées pendant la saison sèche, les hauts plateaux herbeux au moment du stade optimal de croissance de la végétation. En dehors de ces périodes, les troupeaux montrent une nette tendance à se subdiviser en plus petites hardes et ainsi à se disperser sur le domaine vital. Il en résulte un système d'exploitation de type intensif et continu. Ici, les mécanismes sociaux de dispersion de la population opèrent au niveau des hardes secondaires. Cette dispersion allège la pression exercée sur les pâturages exploités de manière beaucoup plus continus que dans le nord. Les deux systèmes, saisonnier d'une part et extensif d'autre part, répondent aux conditions de l'environnement. Dans le calendrier d'exploitation des pâturages par les buffles de la région, la disponi-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

bilité des prairies de décrue en saison sèche et des hauts plateaux au début des pluies sont des éléments prévisibles qui permettent un système de déplacement saisonnier. En dehors de ces zones, les buffles sont confrontés au problème de la dispersion des ressources, conséquence d'un milieu accidenté, aux habitats variés et relativement boisés ou buissonants. Le climat plus aride et l'irrégularité des pluies, ajoutent encore un élément imprévisible pour la distribution, la quantité et la qualité des ressources disponibles.

Dans ces conditions, la dispersion en petits groupes présente des avantages:

Chaque petit groupe peut mieux adapter ses déplacements et ses activités en fonction de ses besoins et de la variété locale des ressources.

Plusieurs petits groupes peuvent opérer des sélections plus efficaces sur des ressources distribuées irrégulièrement qu'un seul grand groupe.

Certaines ressources temporaires et dispersées peuvent être exploitées simultanément au moment opportun.

En conclusion, nous pouvons dire que les buffles sont capables d'alternatives dans leurs modes d'exploitation des ressources, en réponse aux possibilités et aux limitations qui leur sont données ou imposées par l'environnement: le système de rotation, le système extensif continu, le système saisonnier. Au Parc de l'Akagera, le système de rotation prédomine dans le nord tandis que l'environnement crée des conditions plus favorables aux systèmes extensifs et saisonniers dans le sud.

D'un point de vue social, un système qui tend à produire des agrégations tend également à contrer l'établissement de liens privilégiés entre certains membres du groupe et à uniformiser la nature des relations sociales. C'est une réponse à des ressources distribuées de manière assez homogène.

Par contre, un système qui tend à contrer le maintien de troupeaux importants favorise aussi le développement et le degré de stabilité des différentes formes d'associations que nous avons relevées: hardes secondaires et clans. En effet, plus les troupeaux se divisent et plus les activités de routine et les expériences communes sont poussées dans les hardes secondaires par rapport à l'ensemble.

Ainsi, certains traits du comportement social permettent-ils aux buffles de vivre séparés ou associés en réponse à certaines conditions du milieu.

Le rôle des «guides» et des individus expérimentés qui conduisent les troupeaux, les hardes secondaires et les clans est évident pour assurer et maintenir cette souplesse de l'organisation sociale. Il importe d'en tenir compte dans les programmes de gestion ou d'exploitation de la faune sauvage. Les modes flexibles d'utilisation des différents habitats par les populations de buffles peuvent aussi servir de modèles dans les ranchs de bétail domestique.

Remerciements

Cette étude a été entreprise avec l'autorisation de l'Office Rwandais du Tourisme et des Parcs Nationaux. Nous en remercions sincèrement les dirigeants.

Notre gratitude va aux membres des Fondations F.F.R.S.A. (Fondation pour Favoriser les Recherches Scientifiques en Afrique), F.U.L.R.E.A.C. (Fondation de l'Université de Liège pour les Recherches scientifiques en Afrique centrale) et F.R.F.C. (Fonds belge de la Recherche Fondamentale Collective – contrat 2.4560.75 au Prof. Ruwet) qui ont financé nos travaux et nous ont accordé les appuis logistiques.

Nous tenons à remercier très sincèrement notre collègue et ami F. Verhulst, conseiller à l'O.R.T.P.N. qui pilotait l'avion et sans l'aide duquel les recensements aériens n'auraient pu se faire.

Résumé

Au Parc National de l'Akagera et dans le Domaine de Chasse du Mutara, les populations de buffles du nord et du sud sont soumises à des conditions d'environnement différentes par la topographie, le climat, la variété et la distribution des communautés végétales et animales, la quantité, la qualité et la distribution spatio-temporelle des ressources. Il en résulte une flexibilité dans le mode d'organisation sociale et dans les systèmes d'exploitation des pâturages.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

Le domaine vital d'un troupeau stable s'étend sur une surface de 35–40 km² dans le nord, sur 50–60 km² dans le sud, plus accidenté, plus aride et plus boisé. Les portions des différents domaines qui se chevauchent sont surtout exploitées en saison sèche dans le nord et en saison des pluies dans le sud.

Les troupeaux, bien que stables durant des années, se divisent épisodiquement en hardes plus petites. Le degré, la fréquence et la durée des ces divisions sont plus marqués dans le sud que dans le nord. Dans cette dernière région, les troupeaux comptent en moyenne de 200–300 individus et se divisent, le plus souvent en deux. La fréquence des hardes de moins de 50 individus (résultat d'une division plus poussée) est de 11,2%. Dans le sud, les troupeaux comptent de 300–400 individus mais ils se divisent en un plus grand nombre de sous-groupes. La fréquence des hardes de moins de 50 est de 21% en moyenne et de 30,1–50% dans les régions les plus arides et les plus boisées de l'extrème sud.

La division fréquente en petites hardes favorise le maintien des liens familiaux et la formation de clans ou de groupements de clans durables. Ces traits du comportement permettent à ces animaux grégaires d'ajuster leurs systèmes d'exploitation des ressources aux conditions du milieu: – exploitation plutôt en groupes importants et en rotation dans le nord, – exploitation plutôt continue mais extensive, par la dispersion de la population en petits groupes dans le sud. Les déplacements saisonniers sont réguliers bien que peu marqués dans le nord, ils sont altitudinaux et plus dépendants des orages dans le sud.

Les mâles célibataires forment des groupes de 4 individus, en moyenne, mais une proportion importante d'entre eux vivent dans des groupes de plus de 10 (30% des mâles célibataires).

Zusammenfassung

Untersuchung über die Büffel-Population im Akagera-Nationalpark (Ruanda)
II. Soziale Organisation und ökologische Anpassung

Im Norden und Süden des Akagera-Nationalparks und der Mutara Hunting Reserve leben die Büffel unter Umweltbedingungen, die sich durch Klima, Topographie, Vielfalt und Verteilung von Pflanzen- und Tiergesellschaften, durch Quantität und Qualität sowie zeitliche und räumliche Verteilung der Resourcen unterscheiden. Dem entsprechen Unterschiede in der sozialen Organisation und der Art der Beweidung.

Im Norden umfaßt der Aktionsraum einer stabilen Herde eine Fläche von 35–40 km², dagegen im wechselhafteren, trockeneren und stärker bewaldeten Süden 50–60 km². Sich überschneidende Anteile von Aktionsräumen verschiedener Herden werden im Norden vor allem in der trockenen Saison, im Süden in der Regenzeit beweidet.

Die insgesamt über Jahre stabilen Herden teilten sich periodisch. Ausmaß, Häufigkeit und Dauer solcher Teilungen sind im Süden ausgeprägter als im Norden. Im Norden umfaßten die Herden gewöhnlich 200–300 Tiere und spalteten am häufigsten in zwei Unterherden auf. Der Anteil von Herden mit weniger als 50 Individuen (nach stärkerer Aufgliederung) beträgt hier 11,2%. Im Süden zählen die Herden 300–400 Tiere, teilen sich aber in eine größere Anzahl von Untergruppen auf. Herden mit weniger als 50 Büffeln bildeten hier im Mittel 21% und in den trockensten und am stärksten bewaldeten Teilen im äußersten Süden 30,1–50%.

Die häufige Aufspaltung in kleine Herden begünstigt die Aufrechterhaltung von Familienbeziehungen und die Bildung dauerhafter Familiengruppen. Dieses Verhalten gestattet es diesen Herdentieren, ihre Methode der Beweidung den besonderen Bedingungen anzupassen: Nutzung durch vorwiegend große, langsam zirkulierende Herden im Norden und ortstreuere, aber extensivere Beweidung durch Aufteilung der Population in kleinere Gruppen im Süden.

Ein Teil der Bullen bildet im Mittel 4 Tiere umfassende Junggesellen-Herden. Ein beträchtlicher Anteil, nämlich 30% der Junggesellen, lebt in mehr als 10 Köpfe starken Gruppen.

Bibliographie

Darling, F. F. (1937): A herd of red deer. London: Oxford University Press.

Douglas-Hamilton, I. (1973): On the ecology and behaviour of the Lake Manyara elephants. E. Afr. Wildl. J. **11**, 401–403.

Eltringham, S. K.; Woodford, M. H. (1973): The numbers and distribution of buffalo in the Ruwenzori National Park, Uganda. E. Afr. Wildl. J. 11, 151–164.

Gosling, L. M. (1969): Parturition and related behavior in Coke's hartebeest, *Alcelaphus buselaphus cokei* Günther. J. Reprod. Fert. Sup. **6**, 265–286.

Grimsdell, J. J. R. (1969): Ecology of the buffalo, *Syncerus caffer* in western Uganda. Ph. D. thesis, University of Cambridge.

Grzimek, B.; Fontaine, M.: Le monde animal. Tome XIII, 310–365. Zürich: Stauffacher S. A.

Grubb, P.; Jewell, P. A. (1966): Social grouping and home range in Feral Soay sheep. Symp. Zool. Soc. Lond. **18**, 179–210.

Hafez, E. S. E.; Bouissou, M. F. (1975): The behaviour of cattle. In: The Behaviour of Domestical Animals. Ed. by A. S. E. Hafez. London: Baillière Tindall. 205–245.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

Jewell, P. A. (1966): The concept of home range in mammals. Symp. Zool. Soc. Lond. **18**, 85–109.
Klingel, H. (1967): Soziale Organisation und Verhalten frei lebender Steppenzebras (*Equus quagga*). Z. Tierpsychol. **24**, 580–624.
Leuthold, W. (1972): Home range, movements and food of a buffalo herd in Tsavo National Park. E. Afr. Wildl. J. **10**, 237–243.
— (1977): African Ungulates. A comparative review of their ethology and behavioural ecology. Zoophysiology and Ecology 8. Berlin, Heidelberg, New-York: Springer Verlag.
Marjoribanks-Egerton, F. (1962): The cow-calf relationship and rutting behaviour in the American bison. Master's thesis, University of Alberta, Edmonton.
Monfort, N. (1979): Etude des populations de buffles *Syncerus caffer* (Sparrman) du Parc National de l'Akagera (Rwanda). I. Répartition spatiale et distribution. Z. Säugetierkunde **44**, 111–1127.
Schloeth, R. (1958): Über die Mutter-Kind Beziehungen beim halbwilden Camargue-Rind. Säugetierkdl. Mitt. **6**, 145–150.
Sinclair, A. R. E. (1970): Studies of the ecology of the East African buffalo. Ph. D. thesis, University of Oxford.
— (1974): The social organization of the East African buffalo (*Syncerus caffer* Sparrman). In: The behaviour of ungulates and its relation to management. Ed. by Geist, V., and Walther, F. IUCN Publ. New Series No. 24.
Vesey Fitzgerald, D. F. (1969): Utilization of the habitat by buffalo in Lake Manyara National Park. E. Afr. Wildl. J. **7**, 131–145.
– (1974): Utilization of the grazing resources by buffaloes in the Arusha National Park, Tanzania. E. Afr. Wildl. J. **12**, 107–134.

Adresse de l'auteur: Dr. Nicole Monfort, Laboratoire d'Ethologie, Institut de Zoologie, 22, quai Van Beneden, B-4020 Liège, Belgique

WISSENSCHAFTLICHE KURZMITTEILUNGEN

Zum Vorkommen der Feldspitzmaus Crocidura leucodon in Nordost-Niedersachsen 1978/1979

Von J. M. Martens und Lisel Gillandt

Zoologisches Institut und Zoologisches Museum der Universität Hamburg

Eingang des Ms. 5. 12. 1979

Verbreitungsareale von Kleinsäugern in Mitteleuropa gelten als relativ stabil. Um so mehr Aufmerksamkeit verdienen solche Arten, bei denen rezente Arealverschiebungen stattfinden. Bei der Feldspitzmaus (*Crocidura leucodon*) konnte in den letzten 20 Jahren ein offenbar rapider Rückgang an ihrer nordwestlichen Verbreitungsgrenze beobachtet werden (Röben 1976; von Lehmann und Brücher 1977; Drescher-Kaden et al. 1978). Niethammer (1979) hat den gegenwärtigen Kenntnisstand zusammengefaßt. Danach ist insbesondere Norddeutschland weitgehend geräumt worden.

Die Nord- bzw. Nordwestgrenze verlief in den fünfziger Jahren von Lathen/Ems, Oldenburg i. O. (Frank 1953), Delmenhorst (Niethammer 1979), Bremen (Richter 1963) in einer leicht südostwärts geneigten Linie nach Bonese (bei Salzwedel/DDR), Späningen, Potsdam etc. (vgl. Richter 1963). Zwischen Bremen und Bonese wird von Niethammer noch als unsicherer Fundort Lüneburg genannt. Im Bereich dieser Linie wurde *C. leucodon*

U. S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/80/4503-0188 $ 2.50/0
Z. Säugetierkunde 45 (1980) 188–191
© 1980 Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin
ISSN 0044–3468/ASTM-Coden ZSAEA 7

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Mammalian Biology (früher Zeitschrift für Säugetierkunde)

Jahr/Year: 1979

Band/Volume: 45

Autor(en)/Author(s): Monfort Nicole

Artikel/Article: Etüde des populations de buffles Syncerus caffer (Sparrman) du Parc National de 1'Akagera (Rwanda) 173-188